

University of Groningen

The oculo-vestibular reflex of the growing pike

ten Kate, Jacob Hendrik

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version

Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:

1969

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

ten Kate, J. H. (1969). *The oculo-vestibular reflex of the growing pike: A biophysical study*. s.n.

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

SUMMARY

The biophysical experiments described in this thesis were undertaken in an attempt to develop a model for the so-called oculo-vestibular reflex in the pike. During passive or active rotation of the animal this mechanism reduces the velocity of the image over the retina. In other words the compensatory counter-rotation of the eye prevents the blurring of the retinal image (chapter I).

In chapter II the detector of this mechanism, the semicircular canal, is described with the aid of a linear second order system after Groen and De Vries. The endolymph displacement in the narrow canal as a function of time is studied in this chapter for three kinds of stimuli, viz.: post-rotatory stimulation, step in angular acceleration and sinusoidally angular oscillation. In case of constant maximum angular velocity the amplitude of the endolymph current during sinusoidal angular acceleration in the narrow canal is within certain limits approximately independent of the frequency. This is caused by the overcritically-damped character of the semicircular canal, and is used in the investigation of the oculo-vestibular reflex (chapter III).

In chapter II a sensitivity factor for the angular velocity is derived and expressed in the dimensions of the semicircular canal. In fact an "integration" of the angular acceleration is performed by the overcritically-damped semicircular canal. Therefore the detection of the angular velocity is experienced instead of the angular acceleration. The sensitivity for the angular velocity is the same (chapter II) for the three different kinds of input. In chapter II the question is raised; how does this sensitivity change during growth of the semicircular canal? In order to answer this question the dependence of the sensitivity on the dimensions of the semicircular canal is studied extensively in chapter IV.

In chapter III a descriptive model of the horizontal oculo-vestibular reflex for pikes of 20-25 cm bodylength is developed. The time constants of the horizontal canal are estimated from some data of the eye movement. Moreover the latency between the starting of the first action potential from a nerve ending in the ampulla lateralis and the onset of the eye movement is determined with the aid of electrical stimulation of the horizontal ampulla.

For pikes of 20-25 cm the transfer function of the oculo-vestibular reflex is described as a combination of three transfer func-

tions : the one obtained for the semicircular canal with the estimated time constants, that of the latency and that of the eye mechanism. In the frequency range used, the ratio between the eye amplitude and the actual angle of rotation has a value between 0.2 and 0.6. Apparently the oculo-vestibular reflex performs only a partial compensation.

In chapter IV a dimensional study of the semicircular canal in relation to the bodylength of the pikes is performed. The sensitivity of the semicircular canals calculated from the dimensions of the canals is plotted against the cupula height. On account of the obtained relation it is proposed that the cupula bends in quadratical way. In the case of such a cupula deformation a new sensitivity factor could be defined, which is in actual fact approximately independent of the bodylength of the pike. With the aid of this new factor the horizontal and the posterior vertical canal are approximately equally sensitive!

The sensitivity factor, as formerly defined in chapter II, is found to be dependent on the cupula height for the horizontal semicircular canals in the ray, in some mammals and birds, and in one reptile. Unfortunately, however, a clear relationship between the sensitivity of the mammal's labyrinth and the cupula height cannot be given with sufficient certainty.

The sensitivity values of the semicircular canals in the animals mentioned are, however, close to those in the pike. Furthermore it is deduced from the increase of the dimensions of the pike's semicircular canal, that the growth rates are equal for the volumes of duct and ampulla. Comparing the pike's horizontal canal to that of mammals it is noticed that a canal needs less space in the skull of a mammal than in a pike with equal bodymass.

In chapter V a description is given of a micro-method for determining the viscosity of the endolymph, which is based on Stoke's law. A second method (resembling the rolling-sphere viscosimeter of Flowers) is used as a control. The values determined for the pike's endolymph amount to $5/4$ times the viscosity value of distilled water at 20°C.

In chapter VI the theoretical consequences of the increase of the semicircular canal (dimensions given in chapter IV) are discussed. A model is developed, in which the cupula is considered to be a specially shaped elastic rod. With the latter assumption it appears to be possible to give a rough estimation of the modulus of elasticity for the jelly-like cupular substance. Assuming on theoretical grounds a circular bending of the cupula, it is derived that the deviations of the tips of the sensory hairs embedded in the cupula should be of the same order of magnitude at threshold as the displacements of the tectorial membrane in the human ear (chapter VI). With increasing bodylength of the pike the growth

of the semicircular canal also causes a shift of the resonance frequency and phase diagrams towards the lower frequency range. The region in which sensitivity is about equally large, shifts in the same direction. From the stiffness of the cupula and from the dimensions of the horizontal semicircular canal it is calculated that the latter remains overcritically-damped during the pike's life.

In chapter VII phase- and amplitude characteristics of the horizontal oculo-vestibular reflex are given for pikes of different sizes. Unequivocally a shift of these diagrams is correlated with the pike's size, as is predicted in chapter VI. Moreover, for pikes of different sizes the eye appears to be equally compensated in the high frequency range.

However, since the effect of growth on the extraocular muscles is not known, no definite conclusion can be drawn about the correctness of the model of the semicircular canal as described in chapter VI.

The thresholds for sinusoidal angular oscillations in the low frequency-range are dependent on the pike's size.

The threshold values for post-rotatory stimulation are, however, within their variability, independent of the pike's size (for body-lengths between 13 and 50 cm), which supports the supposed quadratical cupula deformation.

Finally two preliminary models for the horizontal oculo-vestibular reflex are plotted in block diagrams at the end of chapter VII. These models have only heuristic value.

SAMENVATTING

De in dit proefschrift beschreven biofysische experimenten zijn verricht om een modelvoorstelling van de zogenoemde oculo-vestibulaire reflex van snoeken te verkrijgen. Dit besturingsapparaat van het oog dient er voor de verplaatsingssnelheid van een beeld over het netvlies te verminderen gedurende een passieve of actieve draaiing van het dier. Anders gezegd: de compensatie-draaiing van het oog zal het vervagen van het beeld tegengaan (hoofdstuk I).

In hoofdstuk II is het detectie-apparaat voor dit mechanisme, het halfcirkelvormige kanaal beschreven met behulp van een lineair tweede orde systeem (volgens Groen en De Vries). In dit hoofdstuk is de endolymph verplaatsing in het nauwe kanaal als functie van de tijd bestudeerd voor drie soorten stimuli, nl.: het abrupt stoppen, stapfunctie in de hoekversnelling en sinusvormig variërende hoekversnelling. Theoretisch wordt in het laatste geval als gevolg van het overkritische gedempte karakter van het halfcirkelvormige kanaal gevonden dat de amplitude van de heen- en weervloeiende endolympe in het nauwe kanaal praktisch onafhankelijk van de frequentie is. Dit is het geval in een vrij groot frequentiegebied, mits daarbij de maximale hoeksnelheid constant gehouden wordt. Deze eigenschap maakt het mogelijk om het mechanisme van de compensatiebeweging van het oog te bestuderen (hoofdstuk III).

In hoofdstuk II is een gevoeligheidsfactor voor de hoeksnelheid uitgedrukt in de dimensies van het halfcirkelvormige kanaal. Er is namelijk reeds een "integratie" van de hoekversnelling uitgevoerd door het overkritische gedempte halfcirkelvormige kanaal. Hierdoor lijkt het er meer op dat de hoeksnelheid van het dier wordt gedetecteerd in plaats van de hoekversnelling. De gevoeligheidsfactor voor deze hoeksnelheid voor de drie beschouwde soorten input signalen is daarbij gelijk (hoofdstuk II). De vraag is gesteld, hoe tijdens de groei van de snoek deze gevoeligheidsfactor van het halfcirkelvormige kanaal zich wijzigt. Daarom is in hoofdstuk IV de afhankelijkheid van de gevoeligheidsfactor van de grootte van de snoek uitvoerig bestudeerd.

In hoofdstuk III is getracht een model op te stellen van de horizontale oculo-vestibulaire reflex van snoeken ter lengte van 20-25 cm. Daarbij werden de tijdconstanten, die bepalend zijn voor de werking van het halfcirkelvormig kanaal, uit experimenten met de oogbeweging geschat. Bovendien kon de latentietijd tussen de start

van de actiepotentiaal vanaf een zenuweinde op de ampulla lateralis en het begin van de ooguitwijking worden bepaald met behulp van elektrische stimulatie van de zenuwvezels op de horizontale ampulla. Met de geschatte tijdconstanten voor het halfcirkelvormige kanaal, de latentietijd en een lineair eerste orde systeem voor het oog-mechanisme is een transferfunctie van de oculo-vestibulaire reflex van snoekjes ter lengte van 20-25 cm opgesteld. In het onderzochte frequentiegebied is het quotient van oogamplitude en hoekverdraaiing gelijk aan een waarde tussen 0,2 en 0,6. Hieruit blijkt duidelijk de slechts gedeeltelijke compensatie van de oculo-vestibulaire reflex.

Hoofdstuk IV geeft de resultaten van een onderzoek over de dimensies van het halfcirkelvormige kanaal in relatie tot de lichaams-lengten van de snoeken. In dit hoofdstuk wordt de reeds genoemde gevoeligheidsfactor uit de dimensies bepaald en de relatie hiervan tot de cupulahoogte onderzocht. Hieruit wordt een kwadratisch om-buigen van de cupula gesuggereerd. In het geval van een dergelijke cupuladeformatie wordt een nieuwe gevoeligheidsfactor gedefinieerd, die vrijwel niet of in het geheel niet afhankelijk is van de lengte van de snoek. Volgens deze nieuwe factor blijken het horizontale en het achterste verticale kanaal practisch even gevoelig te zijn! Waarden van de eerstgenoemde gevoeligheidsfactor (uit hoofdstuk II) blijken eveneens voor de halfcirkelvormige kanalen van de rog, zoog-dieren, vogels en één reptiel afhankelijk te kunnen zijn van de cupulahoogte. Door de grote spreiding kan niet tot een duidelijke relatie met de cupulahoogte worden besloten. De berekende waarden van de gevoeligheidsfactoren van de halfcirkelvormige kanalen van genoemde dieren zijn echter van dezelfde orde van grootte als die van de snoek.

Een ander resultaat van deze studie naar de groei van dit or-gaan is, dat de volumes van het nauwe kanaal en die van de ampul met dezelfde groeisnelheid blijken toe te nemen.

In hoofdstuk IV wordt de groei van het halfcirkelvormige kanaal van de snoek vergeleken met halfcirkelvormige kanalen bij zoogdie-ren van verschillende grootte. Hieruit blijkt dan dat de halfcir-kelvormige kanalen minder ruimte innemen bij zoogdieren dan bij vissen met het zelfde lichaamsgewicht.

In hoofdstuk V worden viscositeitsbepalingen aan kleine hoevee-lheden endolymph beschreven. De hiervoor gebruikte methode berust op de wet van Stokes. Een vergelijking met een andere methode le-vert dezelfde waarden voor de viscositeit op. De gemeten waarden voor de viscositeit van de endolymph blijken ongeveer $5/4$ maal die van gedestilleerd water te zijn bij een temperatuur van 20°C .

In hoofdstuk VI zijn de theoretische consequenties van de groei in hoofdstuk IV en van de viscositeitsbepaling in hoofdstuk V be-

schreven. Een model, waarbij de cupula wordt opgevat als een speciaal gevormde elastische staaf, wordt in dit hoofdstuk uitgewerkt. Hiermee is het mogelijk een schatting te geven van de elasticiteitsmodulus van de gelatineuse cupula substantie. Theoretisch zou het quadratisch ombuigen van de cupula ten gevolge hebben dat de uitwijkingen van de toppen der zintuigharen in de cupula van dezelfde orde van grootte zijn bij de drempelwaarden als die van het tectoriaal membraan in het menselijk oor (hoofdstuk VI). Eveneens blijken de resonantie frequenties en de fasediagrammen van de halfcirkelvormige kanalen te verschuiven naar het lagere frequentiegebied met het toenemen van de lengte van de snoek. Het gebied van gelijke gevoeligheid bij constante maximale hoeksnelheid tijdens sinusvormige oscillatie schuift eveneens naar de lage frequentiezijde, evenals de log-decibelplots van de input-outputrelatie.

Uit de stijfheid van de cupula en uit de dimensies van het halfcirkelvormige kanaal volgt bovendien dat dit zintuigorgaan van de snoek tijdens het gehele leven overkritisch gedempt is.

In het experimentele hoofdstuk VII zijn fase- en amplitudekarakteristieken van de oculo-vestibulaire reflex van snoeken van verschillende lengte gegeven. In overeenstemming met de voorspelling in hoofdstuk VI wordt duidelijk aangetoond dat met toename van de lengte van de snoek deze diagrammen verschuiven naar het lage frequentiegebied. Bovendien blijkt in het gebied voor de hoge frequenties het oog van snoeken van verschillende lengte gelijk gecompenseerd te zijn.

Daar de invloed van de groei op het ogensysteem en met name op de oogspieren niet bekend is, is geen definitief uitsluitsel te verkrijgen over de juistheid van het model uit hoofdstuk VI. Bij lage frequenties is de drempelwaarde voor sinusvormig variërende hoekversnelling afhankelijk van de lengte van de snoek. Daarentegen kan voor de drempels van het plotseling stoppen van een rotatie geen duidelijk verband van de drempelwaarden met de lengtes tussen 13 en 50 cm worden aangetoond. Dit resultaat betekent enige steun voor het veronderstelde circulaire ombuigen van de cupula.

Tenslotte worden in hoofdstuk VII een tweetal voorlopige modellen van de horizontale oculo-vestibulaire reflex gegeven.